



This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

- + *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
- + *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
- + *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
- + *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at <http://books.google.com/>



Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

- + *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.
- + *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.
- + *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.
- + *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter <http://books.google.com> durchsuchen.

QK

776

54

UC-NRLF



B 3 846 468

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF CALIFORNIA.

RECEIVED BY EXCHANGE

Class BIOLOGY
LIBRARY
G

Zur Statolithentheorie des Geotropismus.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

bei der

Hohen philosophischen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Bonn

eingereicht und mit den beigegeführten Thesen verteidigt

am 8. Februar 1904

von

Heinrich Schroeder

aus Laubenheim a. Rhein.

Opponenten:

Bayer, Dr. phil.

Bender, Dr. phil.

Hoestermann, Dr. phil.



Jena.

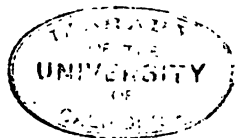
Verlag von Gustav Fischer.

1904.

QK776

S4

BIOLOGY
LIBRARY
G



Die folgenden Ausführungen gliedern sich nach dem Material wie der Methode sachgemäß in zwei Abschnitte. Den ersten bildet eine anatomische Untersuchung über das Vorkommen von Zellen mit beweglicher, d. h. dem Zuge der Schwerkraft folgender, Stärke in den Organen höherer Pflanzen, während im zweiten Teil eine mehr experimentelle Studie über die Funktion der Glanzkörperchen in der Spitze der Wurzelhaare von *Chara* mitgeteilt wird. In beiden Fällen kam es darauf an, die Berechtigung bzw. Tragweite der Némec-Haberlandtschen Statolithentheorie zu prüfen. Aus weiter unten anzuführenden Gründen beschränkte ich mich dabei im ersten Teil auf eine Angabe der wichtigsten Resultate, während der zweite Teil eine eingehendere Behandlung erfahren wird.

I. Das Vorkommen und die Anordnung der Zellen mit beweglicher Stärke.

1. In den Stengelorganen der Angiospermen.

Zu Anfang des Sommer-Semesters 1902 stellte mir Herr Geheimrat Strasburger, im Hinblick auf die von Némec und Haberlandt¹⁾ aufgestellte Statolithentheorie des Geotropismus,

¹⁾ Die Statolithentheorie wurde bekanntlich von beiden Forschern unabhängig voneinander ausgesprochen und begründet in:

- Némec: I. „Die reizleitenden Strukturen bei den Pflanzen.“
(Biologisches Centralblatt. Band XX. 1900. pag. 369.)
II. „Über die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen.“
(Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft. Bd. XVIII. 1900. pag. 241.)
III. „Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen.“
(Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. XXXVI. 1901. pag. 80.)
IV. „Die Perception des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen.“
(Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft. Band XX. 1902. pag. 339.)

die Aufgabe zu prüfen, ob in der Tat der Stärkescheide die Verbreitung zukomme, die bei der allgemeinen Empfindlichkeit der höheren Pflanzen für den Schwerkraftreiz für dessen Perzeptionsorgan verlangt werden müsse. Es schien die Aufklärung dieser Frage erwünscht, da die erwähnte Hypothese in hohem Maße das Interesse aller Pflanzenphysiologen erregte, und außerdem Hermann Fischer¹⁾ in einer neueren Veröffentlichung das Vorkommen einer Stärkescheide bei der überwiegenden Mehrzahl der von ihm untersuchten Pflanzen auf das bestimmteste in Abrede stellte²⁾. Auch Jost betonte in einer kritischen Besprechung³⁾ die Notwendigkeit einer Klarstellung dieses Punktes. Meine dementsprechend im Laufe des Sommers und Herbstes verfloßenen Jahres ausgeführten Untersuchungen über die Verbreitung der Scheide waren der Hauptsache nach beendet — wurden aber mit Rücksicht auf unten mitzuteilende Versuche und aus äußeren Gründen noch nicht publiziert —, als zu Anfang dieses Jahres eine ausführliche Abhandlung Haberlandts: „Zur Statolithentheorie des Geotropismus“⁴⁾ erschien, in deren erstem Teile „Die Stärkescheide, ihr Vorkommen und ihre Stellvertretung“ das gleiche Thema behandelt wird.

Da meine Befunde in allen wesentlichen Punkten mit denen Haberlandts übereinstimmen, halte ich es nicht mehr für geboten, über meine eigenen Resultate in dem Umfang zu berichten, wie ich es früher beabsichtigte. Eine völlige Unterdrückung derselben scheint mir aber bei der Wichtigkeit des Gegenstandes nicht angebracht, und so beschränke ich mich darauf, nur die hauptsächlichsten Ergebnisse meiner Untersuchung mitzuteilen.

Methodisches: Bei der Untersuchung verfuhr ich folgendermaßen:

Entweder legte ich (bei Keimpflanzen etc.) den Topf mit der ganzen Pflanze horizontal, oder ich brachte abgeschnittene und an ihrer Basis befestigte Sprosse in einer feuchten Kammer in die gleiche Lage; selbstverständlich in beiden Fällen unter Lichtabschluß. Zuweilen, wenn auch weniger häufig, bog ich Stengel oder Stengelteile von Freilandpflanzen des botanischen

Haberlandt: I. „Über die Perception des geotropischen Reizes.“ (Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft. Band XVIII. 1900. pag. 261.)

II. „Über die Statolithenfunktion der Stärkekörner.“ (Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft. Band XX. 1902. pag. 189.)

III. „Sinnesorgane im Pflanzenreich.“ Leipzig: Engelmann. 1901. pag. 142. Anmerkung.

¹⁾ Fischer H. „Das Pericykel in den freien Stengelorganen.“ (Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. XXXV. 1900. pag. 1.)

²⁾ Fischer fand eine Scheide nur in 12 von 100 untersuchten Dikotylen und gibt an, daß sie bei Monokotylen und Coniferen überhaupt nicht vorkomme.

³⁾ Jost: „Die Perception des Schwerereizes in der Pflanze.“ (Biologisches Centralblatt. Bd. XXII. 1902. pag. 161.)

⁴⁾ Haberlandt: IV. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Band XXXVIII. 1903. pag. 447.

Gartens so, daß die Blüte oder der Vegetationspunkt sich in Reizlage befand, und befestigte sie in dieser Stellung derart, daß die Teile, in denen die Reaktion zu erwarten war, ihre Bewegung ungehindert ausführen konnten. Nach Eintritt der Reaktion wurden, meist kurz unterhalb der Krümmungszone beginnend, in regelmäßigen Abständen bis fast zum Vegetationspunkt Quer- und Längsschnitte gemacht und in konzentrierter Jodjodkaliumlösung (daneben auch öfter in Jod-Alkohol, Jod-Glyzerin, Jod-Chloralhydrat) untersucht. Jodjodkalium erwies sich, besonders was die Zuverlässigkeit anbelangt, den anderen genannten Reagentien weit überlegen; es gelang mir, damit Stärke nachzuweisen, wo ich z. B. mit Jod-Glyzerin — wohl weil dieses nicht in die Gewebe eindrang — keine entdecken konnte. Auch möchte ich an dieser Stelle bemerken, daß die Körner der Scheide nach Einbettung in Paraffin bei der üblichen Behandlung sich fast gar nicht mit den gebräuchlichen Anilinfarben tingieren, vielleicht auch ein Grund, warum die Scheide in vielen Fällen mag übersehen worden sein.

Ich prüfte dann an diesen Schnitten, ob sich eine Zellschicht oder ein Zellkomplex durch Zahl oder Größe seiner Stärkekörner auszeichnet, und ferner, wenigstens bei der Mehrzahl der Pflanzen, unter Zuhilfenahme eines einfachen Versuchs, (Festklemmen der Sproßstücke in horizontaler Lage zwischen zwei Glasplatten) die weitere Frage: „Folgen in diesen oder auch in anderen Zellen die Körner der Schwerkraft?“

Ergebnisse: Auf diese Weise konnte ich bei allen untersuchten Pflanzen das Vorhandensein derartiger Zellen mit beweglichen Einschlüssen unschwer feststellen. Doch ist ihre Verteilung im Stengel im einzelnen sehr verschieden; es lassen sich etwa folgende Haupttypen der Anordnung unterscheiden: Es ist

1. eine „typische Stärkescheide“ vorhanden.

In diesem Falle bilden die Stärkezellen auf Querschnitten einen geschlossenen, nur eine Zellschicht starken Ring, auf Längsschnitten zwei parallele Reihen, im unverletzten Stengel mithin einen Hohlzylinder. Nur für diese Form der Anordnung gebrauche ich im folgenden die Bezeichnung „typische Stärkescheide“, während ich sonst nach dem Vorgang von Jost¹⁾ und Haberlandt²⁾ von Zellen mit beweglicher Stärke oder kürzer von Stärkezellen rede und darunter solche Zellen verstehe, deren Chromatophoren durch eingeschlossene Stärkekörner ein größeres spezifisches Gewicht besitzen als der übrige Zellinhalt, außerdem aber auch in der Lage sind, dem Zuge der Schwerkraft — selbstverständlich rein passiv — zu folgen, was durch Anhäufung an der physikalisch unteren Zellwand zum Ausdruck gebracht wird.

Es stellt demnach die „Stärke-Scheide“ nur einen speziellen Fall der Verteilung der Stärke-Zellen dar, allerdings den bei

¹⁾ l. c. pag. 171.

²⁾ Haberlandt. IV. pag. 455, 456, Anmerkung.

Angiospermen bei weitem am häufigsten vorkommenden; besaß doch der größte Teil meines Untersuchungsmaterials eine typische Scheide. Daneben kommt es vor, daß die Scheide auf Querschnitten mehrere Zelllagen umfaßt und dann undeutlich begrenzt erscheint. Diese „mehrschichtige Scheide“ findet sich bei einer ganzen Anzahl von Dikotylen und besonders häufig bei Monokotylen, wo sie z. B. bei *Iris germanica* das Stengelinnere umgibt, dessen Bündel nirgends von Stärkezellen begleitet sind, während die außerhalb der Scheide gelegenen Bündel, teils im Zusammenhang mit derselben, teils isoliert, von einem Ring von solchen Zellen eingeschlossen sind (Fig. 1).

Hier wäre eine ganze Anzahl von Pflanzen aufzuführen, denen Fischer¹⁾ eine Scheide abspricht, doch ist dies bereits von Haberlandt²⁾ geschehen, so daß hier eine Bestätigung seiner Befunde genügen dürfte. Auch eine Deutung für die abweichenden Resultate Fischers hat Haberlandt bereits gegeben.

Die Scheide kann den Sklerenchym-Ring außen umgeben (*Vinca minor*, *Aristolochia tomentosa*, ebenso nach Strasburger³⁾ *Aristolochia Siph.* und andere mehr) oder aber demselben auf der Innenseite anliegen (*Uvularia grandiflora*, *Allium fallax* [Blütenstiel]). Sie ist in anderen Fällen über den Gefäßbündeln bogig nach außen vorgewölbt, während sie interfaszikular eingesenkt erscheint (*Vicia faba*). Dies führt zu der Anordnung, die ich mit Haberlandt als:

2. „durchbrochene Scheide“ bezeichnen möchte.

Hier haben wir auf dem Querschnitt nicht einen Ring von Stärkezellen, sondern nur einzelne Kreisbögen, die durch stärkefreie Zwischenstücke voneinander getrennt sind. Diese Bögen können den Gefäßbündeln resp. dem diese außen begleitenden Kollenchym anliegen (*Trifolium incarnatum*), oder sie sind gerade interfaszikular am stärksten entwickelt, wie Haberlandt⁴⁾ für *Trollius europaeus* mitteilt. Schon bei dem oben erwähnten *Trifolium incarnatum* kann man auch

3. von einer „Stellung um die Gefäßbündel“ sprechen, die noch schärfer zum Ausdruck kommt, wenn z. B. die Stärkezellen die einzelnen Bündel als isolierte Ringe völlig umgeben [Blattstiel von *Acer*⁵⁾ oder deren Außen- oder Innenseite als Stärkesicheln anliegen (*Gramineen*), schließlich auch in den Flanken derselben auftreten (*Leucosium aestivum* und andre⁶⁾). Auch *Papaver orientale* möchte ich hierher rechnen, denn es scheint mir, wenigstens in den jüngern Teilen des Blütenstiels, die Anordnung der Stärkezellen um die Bündel außer Zweifel

¹⁾ l. c.

²⁾ l. c. IV. pag. 452.

³⁾ Strasburger: Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena (Fischer) 1891. pag. 263.

⁴⁾ Haberlandt IV. pag. 452, 453.

⁵⁾ Mit gelegentlicher Überbrückung schwacher primärer Markstrahlen.

⁶⁾ Vergleiche hierüber auch Haberlandt: I. 265. IV. 454.

zu stehen, wie auch aus Fig. 2 ersichtlich ist. An der Zeichnung ist außerdem noch erkennbar, daß diese Zellen mit beweglicher Stärke nur in einer ganz bestimmten begrenzten Zone des Stengelquerschnittes auftreten, und daß die Bündel je nach ihrer Entfernung von der Oberfläche des Stieles entweder eine in sich geschlossene Umhüllung oder aber nur Stärkesicheln besitzen, wobei Überbrückung der primären Markstrahlen bei einander stark genäherten Bündeln vorkommt, oder endlich, daß eine Anordnung auftritt, die an die Stellung in den Flanken der Gefäßbündel erinnert. Nach Haberlandts Beschreibung¹⁾ ist auch *Urtica dioica* hierher zu stellen, mit vereinzelt den Blattspuren vorgelagerten Längsreihen von Stärkezellen.

4. Schließlich können auch die Zellen der primären Markstrahlen bewegliche Stärke enthalten, wie bei *Thalictrum flavum* (Haberlandt) und *Thalictrum majus*.

In all diesen angeführten verschiedenen Formen fand ich die Stärkezellen gruppiert, und habe obige Typen aufgestellt, um eine ermüdende Aufzählung und Beschreibung der einzelnen untersuchten Pflanzen zu vermeiden. Ich bemerke jedoch ausdrücklich, um Mißverständnisse zu verhüten, daß sie durch mannigfache Übergänge und Zwischenformen miteinander verknüpft sind, so daß es in vielen Fällen schwierig ist, zu entscheiden, ob eine Pflanze diesem oder jenem Typus beizurechnen ist, wie z. B. schon oben für *Trifolium incarnatum* angedeutet wurde. Außerdem kommt es auch vor, daß verschiedene Möglichkeiten der Anordnung in ein und derselben Pflanze (siehe oben *Papaver* und *Iris*) nebeneinander verwirklicht sind.

Für die Funktion der Stärkezellen als Statocysten im Sinne der Némec-Haberlandtschen Hypothese kann zunächst von ihrer Gruppierung gänzlich abgesehen werden; es bleibt dann die schon eingangs erwähnte, bedeutungsvolle Tatsache, daß sich in allen untersuchten Stengeln ausnahmslos bewegliche Stärke vorfindet.

Ich halte dieses Resultat für um so beachtenswerter, als ich mein Augenmerk vornehmlich auf Pflanzen richtete, bei denen das Vorhandensein von Stärke-Zellen von vornherein fraglich, wenn nicht unwahrscheinlich erschien.

Als solche nenne ich:

1. Pflanzen, denen nach Fischer eine Scheide fehlt,
2. Monokotyle, besonders *Liliaceen*,
3. Dikotyle, deren Gefäßbündel nicht, wie das die Regel, in einem, sondern in mehreren Kreisen angeordnet sind,
4. Chlorophyllfreie Pflanzen (Parasiten).

Über die unter 1 und 2 angeführten Gewächse finden sich oben und in den verschiedenen Abhandlungen Haberlandts genügend Angaben; zu den unter 3 genannten gehören *Papaver* und *Thalictrum*, die gleichfalls schon beschrieben sind, und ferner die *Cucurbitaceen*, die, wie ich an *Cucurbita Pepo*, *Bry-*

¹⁾ l. c. 453.

onia dioica, *Sicyos angulata* und *Cyclanthera pedata* feststellte, eine typische Scheide besitzen.

Von Parasiten hatte die als Schlingpflanze auf *Urtica* schmarotzende *Cuscuta europaea* eine typische Scheide, und ebenso, vielleicht etwas weniger deutlich, *Cuscuta epilinum*. Ferner standen mir noch zwei *Orobanche*-Arten zur Verfügung, eine auf Efeu-Wurzeln vorkommende, wohl *Orobanche Hederae*, und eine andere nicht näher bestimmte. Die noch unausgewachsenen fleischigen Blütenstiele beider Arten zeigten, wie uns schwer nachzuweisen war, einen sehr energischen negativen Geotropismus; die Krümmung war wie bei den grünen Pflanzen streng an die wachsende Region geknüpft. Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß unmittelbar oberhalb der Krümmungszone die Zellen der ganzen primären Rinde bis zu den Gefäßbündeln bewegliche Stärke führten, während basalwärts inner- und außerhalb dieser Zone allmählich Entleerung eintrat derart, daß die äußern Zellschichten zuerst ihre Stärke einbüßten, dagegen die Zellen der innern Rindenpartien noch auf eine längere Strecke stärkehaltig waren. Auch im Mark folgten die zahlreichen eingelagerten Stärkekörner, die etwas kleiner als die der Rinde erschienen, in allen oder zahlreichen Zellen der Schwerkraft, doch anscheinend weniger prompt als in den Rindenzellen.

Ferner erschien die Untersuchung einer Pflanze, die orthotrope und kriechende Stengel nebeneinander besitzt, nicht ohne Interesse¹⁾. Ich wählte dazu *Hieracium Pilosella*, konnte aber einen nennenswerten Unterschied in den Stärkezellen zwischen beiden Arten von Stengeln — dem kriechenden, vegetativen und dem aufrechten Blütenstiel — nicht feststellen.

Ebenso besitzen sowohl die oberirdischen Ausläufer von *Fragaria vesca*, wie die sehr stärkereichen Rhizome von *Adoxa moschatellina* eine typische Scheide.

Somit ergab diese Untersuchung keinen Beweis gegen die Nèmec-Haberlandtsche Auffassung; im Gegenteil gewinnt dieselbe dadurch nur an Wahrscheinlichkeit, denn an der allgemeinen Verbreitung der Stärkezellen in geotropisch empfindlichen Stengelorganen der höhern Pflanzen kann wohl nicht mehr gezweifelt werden.

Auch die Tatsache, daß das Auftreten von beweglicher Stärke sehr häufig streng auf die krümmungsfähige Region lokalisiert ist, spricht — wie schon die Urheber der Hypothese anführen²⁾ — zugunsten der Statolithentheorie. So sind die Zellen der Scheide in den ausgewachsenen Teilen der Stengel in der Regel entleert³⁾ und zeigen bei Gelenkpflanzen ihren normalen Stärkegehalt nur an den Gelenken⁴⁾; also bei *Trade-*

¹⁾ Vergleiche: Maige: Recherches biologiques sur les plantes rampantes. (Ann. Sc. nat. Sér. 8. T. XI. 1900. p. 249.)

²⁾ Nèmec II. pag. 243. III. 126. Haberlandt I. pag. 268.

³⁾ Haberlandt I. 264.

⁴⁾ Haberlandt I. 265.

scantia an der Internodiumbasis¹⁾ und an derselben Stelle ganz besonders scharf und ausgesprochen bei *Stellaria Holostea*, wo namentlich über ältern Knoten die Zellen der Scheide nur auf ungefähr 2—3 mm Länge Stärke enthalten und dann plötzlich entleert sind. Längsschnitte durch gekrümmte Gelenke lehren, daß die Krümmungszone genau mit dem Auftreten der beweglichen Stärke zusammenfällt. Endlich finden sich bei *Gramineen* die Stärkesicheln in den Knoten (angeschwollenen Blattbasen); also auch hier gerade in den bei der Krümmung aktiven Teilen der Pflanze²⁾. So bestechend auch dieser Gedankengang im ersten Moment erscheint, so ist doch nicht zu vergessen, daß eben die krümmungsfähigen auch die wachstumsfähigen und — in allen Fällen bei Eintritt der Reaktion — auch tatsächlich wachsenden Regionen sind; und daß somit die Annahme, es handle sich hier um Reservematerial für das normale oder infolge des Reizes eintretende Wachstum, nicht völlig von der Hand zu weisen ist.

2. Geotropisch reizbare Blütenteile.

Soweit die Stellung der Blüten und ihrer Teile durch Krümmungen des Stiels bedingt ist, sind die geotropischen Erscheinungen den im vorhergehenden Teil betrachteten Fällen zuzurechnen und Blütenstiele sind dort, eben in ihrer Eigenschaft als Stengelorgane, vielfach herangezogen.

Dagegen ist unzweifelhaft Geotropismus bei Blütenteilen in folgenden Fällen festgestellt:

a) Staubfäden von *Crinum ornatum*.

Die Blüten dieser *Amaryllidaceae* sind in reichen Scheindolden angeordnet und nach dem allgemeinen Typus der Familie gebaut. Ihr Stiel ist derart gekrümmt, daß die Öffnung des Perigons horizontal nach der Seite gerichtet ist; die Filamente besitzen in ihrem untern Teil die gleiche Richtung, sind dann ziemlich scharf gebogen, wodurch ihr oberer Teil, etwa ein Drittel ihrer Länge, vertikal steht. Unmittelbar unter der halbmondförmigen Anthere ist der Faden kegelförmig zugespitzt und diese in ihrer Mitte, balancierend, darauf inseriert.

Durch Befestigen der Blüten unmittelbar vor dem Öffnen in inverser Lage konnte ich zeigen, daß es sich in der Tat hier um eine geotropische und nicht um eine autonome Krümmung handelt. Denn diese Antheren waren, auch dann, wenn die Blüte um 180° gedreht war, normal nach oben gebogen. Die mikroskopische Untersuchung ergab eine Scheide mit großen, der Schwerkraft folgenden Stärkekörnern um das zentrale Ge-

¹⁾ Mische: Über korrelative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen. (Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. XXXVIII. 1902. Heft 4. pag. 6 (Paginierung des Separat-Abzugs) und Němec III. 120.)

²⁾ Über die bei der geotropischen Krümmung aktiven Partien vergl. auch F. G. Kohl: Die paratonischen Wachstumskrümmungen der Gelenkpflanzen. (Botanische Zeitung. Bd. 58. 1900. Abt. 1 pag. 2 und 3.)

fäßbündel. Daneben enthielten auch die anderen Parenchymzellen Stärke, doch schien hier eine einseitige Lagerung nicht vorhanden. Gern hätte ich festgestellt, was nach dem Ausstäuben des Pollens aus der Stärke der Scheide wird, doch wurde die Pflanze infolge eingetretenen Frostes in ein Warmhaus gebracht, dessen Temperatur und Feuchtigkeitsverhältnisse ihr so wenig zusagten, daß die Filamente abfaulten.

b) Perigon von *Iris*.

In einer neuerdings erschienenen Abhandlung macht Wiesner¹⁾ auf den Geotropismus von *Iris*-Blüten aufmerksam. Es ist bei dieser Pflanze das Perigon, soweit seine Blätter noch verwachsen sind, sowie der Fruchtknoten empfindlich. Bei der mikroskopischen Prüfung fand ich an der Krümmungszone bewegliche Stärke sowohl um die einzelnen Gefäßbündel als auch um den an dieser Stelle noch mit der Blütenhülle verwachsenen Fruchtknoten resp. Griffel.

c) Perigon von *Clivia nobilis*.

Konnten in diesen beiden Fällen (*Crinum* und *Iris*) Stärke-Zellen nachgewiesen werden, so muß doch hier der Vollständigkeit halber die höchst beachtenswerte Tatsache mitgeteilt werden, daß Wiesner²⁾ durch eingehende und sorgfältige Untersuchungen geotropische Krümmungen an den Blütenblättern von *Clivia nobilis* feststellte, daß er jedoch in deren Zellen keinen Bestandteil auffinden konnte, der eine einseitige Lagerung zeigte.

3. Gymnospermen, Gefäßkryptogamen und Moose.

Soweit mir bekannt, beschränken sich die Angaben in der Literatur für die oben genannten Pflanzengruppen einmal auf die Angaben Fischers³⁾, der zu dem Schlusse kommt: „Bei *Coniferen* muß der Mangel jeder innern Begrenzung der Rinde konstatiert werden“, womit, da die Stärkescheide für Fischer als solche Grenze gilt, deren Abwesenheit ausgesprochen wird, und auf eine Bemerkung Némecs⁴⁾, daß bei *Aspidium filix mas.* das Grundparenchym bewegliche Stärke enthalte.

Von Gymnospermen besitzt *Taxus baccata* in jungen, noch hellgrünen Trieben eine mehrschichtige, undeutlich begrenzte Scheide, in deren Zellen auf Längsschnitten einseitige Anhäufung der Stärkekörner erkennbar ist. Ebenso führen die jüngsten negativ geotropen Sprossen von *Pinus Thunbergi* bewegliche Stärke sowohl im Mark als auch in den dem Sklerenchymring außen anliegenden Zellen. Daneben zeigten andere Rindenzellen gleichfalls, aber viel weniger ausgesprochen, eine einseitige Lagerung

1) Wiesner: Studien über den Einfluß der Schwerkraft auf die Richtung der Pflanzenorgane. (Sitzungsberichte der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien. Mathem.-Naturw. Klasse. Band C XI. Abt. I. Oktober 1902. pag. 29.)

2) l. c. pag. 38.

3) l. c. pag. 18.

4) Némec II. pag. 243. Némec III. pag. 119.

ihrer Stärke. Ähnliche Verhältnisse wie *Taxus* zeigte ein *Juniperus*, während die Verteilung bei *Ginkgo biloba* mehr an *Pinus Thunbergi* erinnert.

Bei Farnen kann ich zunächst für den Blattstiel von *Aspidium filix mas* Némecs Angabe bestätigen. Gleicherweise führt *Osmunda regalis* bewegliche Stärke im Grundparenchym, doch gelang bei dieser Pflanze der Nachweis der einseitigen Anhäufung nur auf Längsschnitten, während auf Querschnitten ein Teil der Zellen mit Stärke vollgepfropft, ein anderer völlig entleert erscheint. Es rührt dies, wie aus Längsschnitten ohne weiters ersichtlich, daher, daß die sehr lang gestreckten Zellen verhältnismäßig zahlreiche Stärkekörner enthalten, die (nach vorhergehender Vertikal-Stellung) in mehreren Lagen auf der physikalischen Unterseite, also auf einer der schmalen Querwände, lagern. Es muß demnach auf Querschnitten eine in ihrer oberen Hälfte getroffene Zelle völlig stärkefrei, eine weitere unten durchschnitten stärkeführend erscheinen. Bei *Onoclea sensibilis*, deren Zellen weniger Stärke enthielten als die von *Osmunda*, war auch auf Querschnitten die einseitige Anhäufung der Stärke in den Zellen des Grundparenchyms deutlich zu erkennen.

Im Gegensatz zu den genannten *Filices* waren bei der zu den Wasserfarnen gehörigen *Marsilia Drummondii* die Stärkekellen als mehrschichtige, scheidenartige Umhüllung um das zentrale Gefäßbündel angeordnet.

Für *Equiseten* ist das Vorhandensein einer Stärkeschicht mehrfach festgestellt¹⁾. Es gelang mir bei *Equisetum arvense* und *Equisetum Telmateja* unschwer nachzuweisen, daß in den wachsenden Regionen die Stärkekörner dieser Scheiden der Schwerkraft folgen.

Auch bei diesen Objekten (besonders *Equisetum arvense*) wurden die Zellen von der Basis nach der Spitze des Internodiums zu stärkeärmer.

Bei den Lebermoosen, *Pellia epiphylla* und einer andern, nicht näher bestimmten *Jungermanniacee*, lernte ich in den Setis Organe kennen, die neben einem sehr starken positiven Heliotropismus vor ihrer Streckung einen schwachen, nur mühsam feststellbaren, negativen Geotropismus besitzen. Es fanden sich in diesen sehr turgeszenten und der mechanischen Elemente völlig entbehrenden Stielen neben zahlreichen Öltropfen, die in der Regel den zentral gelagerten Kern umgaben, auch Stärkekörner, aber anscheinend nur, solange die Setae noch grün waren; aus den Zellen der gestreckten, glashellen Setae war die Stärke verschwunden; doch gelang es mir bei diesen Objekten nicht, eine einseitige Anhäufung der Stärke nachzuweisen. Allerdings boten diese Setae der Untersuchung große Schwierigkeiten — es war unmöglich, geeignete Schnitte zu erhalten; die unverletzten Stiele wurden daher in Jodchloralhydrat untersucht, was bei ihrer ziemlich bedeutenden Dicke undeutliche Bilder ergab;

¹⁾ Besonders: Strasburger l. c. pag. 437 und folgende.

auch stand mir das in der hiesigen Gegend gesammelte Material nur kurze Zeit zur Verfügung, weshalb ich diese Befunde nur der Vollständigkeit halber mitteile.

II. Beobachtungen an Wurzelhaaren von *Chara*. (Algen und Pilze.)

Über die niederen Pflanzen, die Némec und Haberlandt ausdrücklich von ihren Betrachtungen ausschließen, lag eine bemerkenswerte Arbeit Giesenhagens¹⁾ vor, in der der Nachweis erbracht wird, daß in den positiv geotropen Wurzelhaaren von *Characeen* die unweit der Spitze liegenden, ihrer chemischen Natur nach unbekannten Glanzkörper als Statolithen fungieren. Giesenhagen selbst bezeichnet seine Resultate nur als vorläufige und wünscht, auf das günstige Objekt aufmerksam zu machen. In der Tat sind diese Rhizoide zum Studium der einschlägigen Verhältnisse in ganz hervorragendem Maße geeignet, da sie gestatten, gleichzeitig und nebeneinander das Verhalten der Statolithen und die Reizkrümmung zu beobachten; außerdem besitzen sie noch den weiteren Vorzug, daß bei ihrem kaum merklichen Heliotropismus²⁾ die geotropischen Krümmungen, weil unbeeinflusst, mit großer Reinheit auftreten.

Methodisches: Ich benutzte ausschließlich *Chara fragilis* zu meinen Versuchen und kultivierte dieselbe auf dem Objektträger genau nach der Vorschrift Giesenhagens³⁾ stets mit gutem Erfolg. Leider gelang es mir nicht, auf die gleiche Weise auch bei einer in hiesiger Gegend vorkommenden *Nitella* kräftige Rhizoide zu erzielen, so daß ich auf dieses Vergleichsmaterial verzichten mußte. Die Beobachtung geschah mit einem horizontal gelegten großen Zeißschen Mikroskop, dessen zentrierter, drehbarer Objektstisch es gestattete, den Winkel, den die Achse des Haares mit der Vertikale bildet, beliebig zu variieren, während andererseits der festgeklebte Objektträger durch Stellschrauben verschoben werden konnte, ohne daß die Neigung des Rhizoids geändert wurde. Gezeichnet habe ich mit dem großen Apparat von Abbe, wobei mir Anfangs das Zeichnen auf vertikaler Ebene einige Schwierigkeiten verursachte, doch ließen sich Umrisszeichnungen — andere kamen hier nicht in Frage — bei einiger Übung auch in dieser Stellung mit hinreichender Genauigkeit anfertigen, sofern nur für eine stabile Unterstützung des Armes gesorgt wurde. Da sich im botanischen Institut der Universität kein Arbeitsplatz fand, an dem eine erschütterungs-

¹⁾ Giesenhagen: I.: Über innere Vorgänge bei der geotropischen Krümmung der Wurzeln von *Chara*. (Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft. Bd. XIX. 1901. pag. 277.)

²⁾ Vergleiche auch Richter: Über Reaktion der *Charen* auf äußere Einflüsse. (Flora. Band 78. 1894. pag. 399.)

³⁾ Giesenhagen l. c. pag. 278 und ferner von demselben Autor: Untersuchungen über die *Characeen*. (Flora. Bd. 82. 1896. pag. 381 speziell pag. 400.)

freie Aufstellung des Mikroskops gewährleistet war, machte ich gern von der mir in liebenswürdigster Weise von Herrn Professor Noll erteilten Erlaubnis Gebrauch, die Beobachtungen im pflanzenphysiologischen Versuchshaus der Königlichen landwirtschaftlichen Akademie Bonn-Poppelsdorf anzustellen. Im Glashause daselbst standen mir solid fundierte Steintische zur Verfügung¹⁾, die jede Erschütterung ausschlossen, außerdem ermöglichte das vorhandene Oberlicht eine ausgiebige und bequeme Beleuchtung ohne Benützung eines anderen als des am Stativ angebrachten Spiegels. Ich möchte nicht versäumen, auch an dieser Stelle Herrn Prof. Noll für die Bereitwilligkeit, mit der er mir das Arbeiten in seinem Versuchshause gestattete, und auch ganz besonders für die stets gleich bleibende Freundlichkeit, mit der er mir in wiederholten und eingehenden Besprechungen vielfach Belehrung und Anregung zuteil werden ließ, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Ergebnisse: Den Bau der Haare haben Giesenhagen³⁾ und andere beschrieben, und setze ich denselben unter Verweisung auf Fig. 3 meiner Tafel als bekannt voraus⁴⁾. Ebenso hat Giesenhagen auf das ausgesprochene Spitzenwachstum derselben aufmerksam gemacht; es bleiben dabei die Glanzkörper stets in einer gewissen Entfernung von der Wand des vorderen Endes und folgen, wie durch Neigung des Haares jederzeit unschwer festzustellen ist, dem Zuge der Schwerkraft. In den der möglichen extremen Lagen verhalten sich die Körper⁵⁾ folgendermaßen:

1. In der Ruhelage, wenn also das Haar senkrecht nach unten wächst, befinden sie sich allemal, wie schon oben erwähnt, in einem gewissen, ganz bestimmten Abstände von der Spitze — das nächste 0,006—0,012 mm davon — sie liegen also niemals an dieser Stelle der Membran unmittelbar an, sondern stets ist ein Zwischenraum deutlich erkennbar.

2. Bringt man das Haar in Invers-Stellung, mit der Spitze senkrecht nach oben, so sinken die Körper etwas zurück — z. B. der nächste in einem Falle bis 0,026 mm vom Scheitel — und gleichzeitig wird der Verband der Körper gelockert, d. h. sie verteilen sich unter Vergrößerung ihrer gegenseitigen Abstände auf einen größeren Raum. Doch entfernen sie sich auch dann niemals über eine gewisse Strecke von dem fortwachsen-

¹⁾ Siehe Noll: Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz. (Biologisches Centralblatt. Bd. XXIII. 1903. pag. 332, Anmerkung.)

²⁾ l. c. pag. 281, 282.

³⁾ Giesenhagen I. pag. 281.

⁴⁾ Ich halte die Zufügung dieser Zeichnung für angebracht, da Giesenhagen Fig. 2 seiner Tafel ein Haar unmittelbar nach der Teilung der Endzelle darstellt, also in einem Augenblick, in dem die neugebildete Endzelle ohne Vakuole ist, und Pringsheim Fig. 7 der Tafel XXIV im zweiten Bd. seiner „Gesammelten Abhandlungen“ die Lage der Glanzkörper ungenau angibt. Die Spitze der zu meinen Versuchen benutzten Haare war allemal organisiert, wie ich es in meiner Zeichnung dargestellt habe.

⁵⁾ Körper hier wie in der Folge — Glanzkörper.

den Ende und gelangen in keinem Falle in die Nähe des Kernes oder gar bis an die Genze des dichten Plasmotropfens, also bis an das strömende Plasma des hinteren Teiles der Zelle (Fig. 4). Es wird also in beiden Richtungen, sowohl nach der Spitze als nach der Basis zu ihrer Bewegung ein Ziel gesteckt an Stellen, wo Grenzschichten im Plasma nicht zu bemerken sind.

3. Ganz anders verhalten sich die Glanzkörperchen bei Horizontalstellung eines Haares. Hier erreichen sie, wenn man ihnen genügend Zeit läßt, die Membran, resp. nähern sich ihr soweit, daß bei den durch die Versuchsanordnung erlaubten Vergrößerungen ein Zwischenraum nicht mehr erkennbar ist.

Es scheint also hiernach von vornherein die Annahme einer Vakuole, die diese Körper umgibt, und deren Grenzen wir nicht wahrzunehmen vermögen, nicht unwahrscheinlich. Doch läßt sich mit dieser Vorstellung die Art und Weise, wie die Körper aus einer Lage in die andere übergehen, meines Erachtens nicht recht in Einklang bringen. Wie schon Giesen¹⁾ mitteilt, sinken sie nicht wie schwere Körper in einer unbewegten Vakuolen-Flüssigkeit, sondern es finden vielfach, zuweilen auch direkt der Richtung der Schwere entgegengesetzte Bewegungen und Verschiebungen statt, bis schließlich die Ruhelage an der physikalisch unteren Zellwand (bei Horizontal-Stellung) erreicht wird.

Auch die noch später ausführlicher mitzuteilende Beobachtung, daß bei rascherem Wachstum des Haares die Glanzkörper sich schneller umlagern, paßt nicht recht zur Annahme einer Vakuole. Es scheint darum die Möglichkeit, daß uns unsichtbare Strukturen im Plasma vorhanden sind, viel plausibler. Die Bewegung wäre, da sie aktiv nicht gut gedacht werden kann, damit zu erklären, daß Strömungen im Plasma, wie sie Noll¹⁾ für die Plasmaansammlung in der wachsenden Spitze von *Bryopsis* unzweifelhaft nachgewiesen hat, einzelne der Körperchen vorübergehend erfassen und eine Strecke mitführen. Diese Strömungen sind aber zu schwach bzw. die Unterschiede im spezifischen Gewicht zu groß, um auf die Dauer eine einseitige Lagerung zu verhindern. Es wären dann Plasma-Strukturen, die der Bewegung der Körper, bei Normalstellung in geringerer, bei Inversstellung in größerer Entfernung von der Spitze, ein Ziel setzen, während bei horizontaler Stellung die Glanzkörper bis unmittelbar zur Hautschicht, dem reizperzipierenden Organ, sinken können.

1. Umlagerungszeit und Reaktionszeit.

Für die Frage, ob die Körner in der Tat als Statolithen wirken, schien es zunächst geboten, festzustellen, ob in allen Fällen die einseitige Lagerung der Glanzkörper der Reizkrümmung vorangeht. Ich bestimmte darum in einer größeren Anzahl von

¹⁾ Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz. (Biologisches Centralblatt. Band XXIII. 1903. pag. 281.)

Fällen die Umlagerungszeit und die Reaktionszeit. Dabei verstehe ich unter letzterer das Zeitintervall, das vom Augenblick des Verbringens des Organs in die Reizstellung bis eben zum Sichtbarwerden der Krümmung verfließt; unter Umlagerungszeit die Zeit zwischen Einnahme der Reizstellung und der Lagerung der Körper auf der einen Flanke. Ist das erste Auftreten einer Krümmung schon nicht ganz leicht festzustellen, so bietet die genaue Bestimmung der Umlagerungszeit, wegen der oben besprochenen, unregelmäßigen Verschiebungen der Körper, noch mehr Schwierigkeiten, und es bleibt dem subjektiven Ermessen immer ein gewisser Spielraum. Dennoch gelang es, bei der sehr beträchtlichen Differenz der beiden Zeiten unzweifelhaft nachzuweisen, daß die Umlagerungszeit stets kürzer ist als die Reaktionszeit, daß also, ganz in Übereinstimmung mit Giesenhausen, die Glanzkörper sich zuerst einseitig lagern und dann erst nach dem Verlauf einiger Zeit die Krümmung erfolgt, wie aus der folgenden Tabelle ohne weiteres ersichtlich:

Tabelle I.

Nr.	Datum.	Ablenkungs- winkel.	Um- lagerungs- zeit.	Reaktions- zeit.	Zuwachs p. Stunde.
1.	24. II.	ca. 35°	55—75 Min.	120-150 Min.	0,048 mm
2.	25. II.	„ 90°	35 „	95 „	—
3.	4. III.	„ 90°	5 „	30 „	0,104 mm
4.	18. III.	„ 90°	10—17 „	40 „	0,088 „
5.	19. III.	„ 90°	10 „	30—35 „	0,092 „
6.	2. IV.	„ 90°	12 „	38 „	—
7.	6. IV.	„ 90°	—	25 „	0,120 mm
8.	7. IV.	„ 90°	5 „	20—25 „	0,116 „

Es tritt also die Umlagerung stets beträchtliche Zeit vor der Krümmung ein, auch, wenn man, wie es bei den Angaben der vorstehenden Tabelle geschehen ist, erst einseitige Lagerung annimmt, wenn alle Glanzkörper geschlossen der untern Zellwand anliegen.

Daß die Reaktionszeit von der Wachstumsgeschwindigkeit abhängt, war vorauszusehen; weniger einleuchtend erscheint, warum auch die Umlagerungszeit gleicher Weise bei langsamem Wachstum größer ist. Zuviel Bedeutung wollte ich jedoch dieser Übereinstimmung überhaupt nicht beimessen, denn einmal sind die Zuwachsdifferenzen gering, und dann erfolgte bei Nr. 7 und 8 aus später zu erörternden Gründen die Messung des Zuwachses nicht in der Reizlage, sondern nachträglich, als die Haare wieder in ihre natürliche Stellung gebracht werden.

Ferner geht aus den Zahlen der Tabelle hervor, wie mir auch weitere Vorversuche ergaben, daß einwandfreie Resultate nur mit gut wachsenden Haaren zu erzielen sind, weshalb ich

es mir zur Regel machte, stets vor Beginn der eigentlichen Versuche durch längere, ein- bis zweistündige, Beobachtung den Zuwachs in der Normallage zu bestimmen. Es wurden dann alle Rhizoide, bei denen dieser zu gering — etwa kleiner als 0,06 mm pro Stunde — erschien, verworfen. Ohne dieser Frage speziellere Untersuchungen zu widmen, glaube ich behaupten zu dürfen, daß bis zu 25° und 26° C. (in einem Falle vorübergehend 28° C.) das Wachstum durch Temperatursteigerung beschleunigt wird; über die Wirkungen höherer Temperaturgrade stehen mir Daten nicht zur Verfügung; daß daneben noch andere Faktoren von Bedeutung sind, beweist wohl am schlagendsten die beifolgende kleine Tabelle, die den aus halbstündigen Zeichnungen berechneten, stündlichen Zuwachs zweier zufällig im Gesichtsfeld nebeneinander wachsender Haare angibt. Die Temperatur war durchweg 23° und sank nur in der letzten halben Stunde auf ca. 20° C.

Tabelle II.
Millimeter Zuwachs pro Stunde.

Haar I.	0,080	0,092	0,092	0,084	0,084	0,076	0,076	0,068
Haar II.	0,092	0,108	0,108	0,108	0,100	0,100	0,100	0,088

Also zeigte im Durchschnitt Haar I. eine Wachstumsgeschwindigkeit von 0,0815 mm, Haar II. von 0,1005 mm pro Stunde und doch kann eine größere Übereinstimmung aller äußeren Verhältnisse, wie in diesem Falle, kaum gedacht werden.

Wenn ich ferner noch mitteile, daß ich Zuwachsgrößen bis 0,124 — einmal sogar 0,150 mm pro Stunde — messen konnte, und daß bei einer Beobachtung von 0,124 mm ein im Gesichtsfelde quer liegender Algenfaden, der unverrückt blieb, jeden Verdacht eines Fehlers durch irgend eine Verschiebung beseitigte, so glaube ich damit über dies Thema, das nicht eigentlich in den Rahmen meiner Untersuchung fiel, genug gesagt zu haben ¹⁾.

II. Präsentationszeit und Umlagerungszeit.

Als ich weiterhin die Vorgänge bei intermittierender Reizung, also periodischem Wechsel zwischen Reiz- und Ruhestellung, untersuchen wollte, bediente ich mich bei einem der ersten Versuche eines zu langsam (0,040 mm pro Stunde) wachsenden Haares, wodurch die Resultate irreführend wurden. Bei 10 Minuten Reiz- und 20 Minuten Ruhedauer trat eine Krümmung erst nach 1 Stunde und 40 Minuten ein, also nach viermaligen Horizontal-Legen = 40 Minuten Reizung). Dagegen wurde gerade durch dieses Objekt meine Aufmerksamkeit auf eine andere Erscheinung gelenkt. Ich glaubte nämlich auch in der Ruhe-

¹⁾ In Giesenhagens Versuchen zeigten die Haare nach Fig. 4a seiner Tafel eine Zuwachsgröße von ca. 0,070 mm pro Stunde, was, wenn man berücksichtigt, daß seine Beobachtungstemperatur (17°) niedriger lag als die meine in den angeführten Fällen, normal erscheint.

stellung eine Verstärkung der Krümmung wahrzunehmen und beschloß daher Versuche darüber anzustellen, ob es möglich sei, ein Haar nur kurze Zeit in der Reizstellung zu belassen, es dann, ehe die Krümmung begonnen hatte, in die Ruhelage zurückzusetzen und zu beobachten, ob auch auf diese Weise eine Reaktion im Sinne des vorausgegangenen Reizes eintrete. Natürlich wurde das Benehmen der Glanzkörper während der Dauer des Versuches scharf im Auge behalten. In Fig. 4—7 der Tafel habe ich einen derartigen Versuch wiedergegeben, und lassen sich an Hand dieser Bilder die Verhältnisse wohl am besten übersehen. Sie wurden auf folgende Art gewonnen: Die Spitze eines geeignet erscheinenden Haares wurde eingestellt und dann der Objektträger durch schwaches Klopfen von der Seite her ein paar Mal leise erschüttert. Durch die Art der Schwingungen des Rhizoids ließ sich leicht entscheiden, ob dieses freistand oder der Glaswand anlag. Im erstern Falle wurde das Haar gezeichnet (Fig. 4, 12⁰⁴) und ihm ein und eine halbe Stunde (bis 1³⁴ Fig. 4) ungestörtes Wachstum in der Ruhelage gestattet. So wurde, wie oben erwähnt, die Brauchbarkeit des Haares geprüft (Zuwachs 0,1056 mm pro Stunde) und außerdem seine natürliche Wachstumsrichtung festgelegt, deren Kenntnis im weiteren Verlauf des Versuchs notwendig war. Um 1⁴⁰ wurde der Objektisch um 90° gedreht, wodurch das Haar in Horizontal-Stellung (Fig. 5, 1⁴⁰) kam, worin es 10 Minuten (bis 1⁵⁰ Fig. 5) verblieb, um dann wieder in die Ruhelage gebracht zu werden (Fig. 6). Eine Krümmung war in diesem Augenblick noch nicht wahrzunehmen. Dieselbe trat jedoch bald ein, war 2⁰⁰ Uhr erkennbar und 2¹⁵ ausgesprochen. Um ganz sicher zu gehen, daß es sich hier tatsächlich um eine durch den vorausgegangenen Reiz induzierte Reaktion handelt und nicht etwa durch einen unerklärlichen Zufall beim Zurückdrehen die Ruhelage nicht genau getroffen worden war — was ja gleichfalls einen Reiz auslösen mußte — wurde die Beobachtung mindestens solange fortgesetzt, bis die Gegenkrümmung einsetzte; in unserm Falle um 3⁰⁰ Uhr (Fig. 6). Dieser Moment wurde bei allen Versuchen in derselben Weise abgewartet, obwohl diese Ängstlichkeit übertrieben erscheint, wenn man die Reaktionszeiten berücksichtigt. Denn wenn wirklich die oben geäußerte Befürchtung eingetroffen wäre, so hätte, wie aus den Reaktionszeiten bei geringer Ablenkung — um andere konnte es sich nicht handeln — hervorgeht, bis zum Auftreten der Krümmung ein viel längerer Zeitraum verfließen müssen.

Es erübrigt noch, das Verhalten der Glanzkörper bei unserm Versuch zu verfolgen. Wie Fig. 6 lehrt, liegen sie um 1⁴⁰, also eben bei Beginn der Reizung zentral, und um 1⁵⁰, eben vor dem Ende derselben, liegen sie geschlossen der physikalisch untern Zellwand an. In dieser Lage verblieben sie, auch als das Haar wieder in seine natürliche Stellung versetzt wurde, noch einige Zeit, um dann — inzwischen war die Krümmung eingetreten — langsam durch die Mitte nach der gegenüber liegenden Wand

zu sinken, wo sie den Reiz zur Gegenkrümmung auslösten; wenigstens macht die Betrachtung der Zeichnung ungezwungen diesen Eindruck. In Fig. 7 habe ich das Haar nochmals dargestellt, wie es um 4 Uhr, bei Beendigung des Versuchs, aussah. Man findet dort sofort die Stelle, an der mit ziemlich scharfem Knick die Krümmung beginnt, und dann die Zone, wo die langsamer und allmählich einsetzende Gegenkrümmung auftritt. Es muß die durch die Kürze der wachsenden Region bedingte Eigenschaft dieser Objekte, daß derartige, wenn auch nur schwache Wachstumskrümmungen dauernd fixiert und nicht wie bei höheren Pflanzen wieder ausgeglichen werden, als ein weiterer die Beobachtung ungemein erleichternder Vorzug derselben angesehen werden.

Durch derartige, wie ich glaube völlig einwandfreie Versuche, gelang es mir festzustellen, daß 25, 20, 15, 10 und auch noch 7 Minuten langes Verweilen eines rasch wachsenden Rhizoids in der Horizontalstellung genügt, um nachher in der Ruhelage eine Reizkrümmung zu veranlassen. Bei nur 5 Minuten andauernder Reizung wurden die Bilder undeutlich, zuweilen glaubte ich eine Krümmung erkennen zu können, doch war sie jedenfalls so schwach, daß ich bestimmte Angaben nicht mehr machen kann.

Auch die Glanzkörper waren in all diesen Fällen, wo eine Krümmung sichergestellt ist, während der Horizontalallage an die physikalisch untere Seite der Zellwand gelangt und wanderten in der Normallage rascher oder langsamer (in einem Falle vergingen fast 30 Minuten -- Zuwachs des Haares 0,0460 mm — bis sie richtig zentral lagen) wieder in die Mitte des Rhizoids resp. begaben sich infolge der durch die inzwischen eingetretene Reizkrümmung veranlaßten Ablenkung nach der gegenüberliegenden Seite.

Konnte durch die erste Versuchsreihe festgestellt werden, daß die Umlagerungszeit stets kleiner ist als die Reaktionszeit, so wurde jetzt gezeigt, daß die Präsentationszeit¹⁾ nicht geringer ist als die Umlagerungszeit, daß also auch diese ganzen Ergebnisse mit der Annahme einer Statolithenfunktion der Glanzkörper im Einklang stehen.

Danach nahm ich die Untersuchung der intermittierenden Reize wieder auf und wählte auf Grund der eben mitgeteilten Versuche die Reizdauer jetzt kürzer als die Präsentationszeit. Leider erhielt ich aus folgenden Gründen auch jetzt keine zuverlässigen Resultate. Einmal schienen die bei der häufigen Drehung unvermeidlichen Erschütterungen die Haare zu schädigen — es zeigte sich z. B. eine Anschwellung des vordern Endes — und dann traten die individuellen Verschiedenheiten derselben gerade hier besonders scharf hervor. So konnte ich einmal zwei Haare nebeneinander

¹⁾ Im Sinne von Czapek: Vorgang der geotropischen Reizperception in der Wurzelspitze. (Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft. Bd. XIX. 1901. pag. 128) als: das kleinste Zeitmaß, für welches noch Perception durch das Reagens der Reizkrümmung nachweisbar ist.

beobachten, von denen das eine nach 55 Minuten (Reizdauer 3, Ruhedauer 7 Minuten; also nach 6maligem Umlegen, gleich 18 Minuten Reizstellung) deutlich gekrümmt war, während das zweite nach 73 Minuten, wenn überhaupt, nur eine ganz unmerkliche Ablenkung zeigte. Dabei ist für unser Thema die Tatsache von Interesse, daß die Glanzkörper in beiden Rhizoiden sehr bald in der untern Hälfte des Plasmas lagen, daß aber in dem ersten rascher wachsenden Haare, eben dem, das die ausgesprochene Krümmung zeigte, diese Einseitigkeit während der ganzen Dauer des Versuchs schärfer hervortrat, als in dem zweiten.

Es scheint dies mit ziemlicher Bestimmtheit für die Statolithentheorie zu sprechen. Auch in einem andern Fall konnte bei 3 Minuten Reizdauer und 12 Minuten Ruhe eine Krümmung konstatiert werden. Doch war dieses Haar an seinem vordern Ende abnorm verdickt, was sich wieder völlig ausglich, als nach dauerndem Verweilen in der Ruhelage die Gegenkrümmung ausgeführt war; auch hier befanden sich nach zweimaliger Reizung die Glanzkörper auf der Unterseite. Jedoch legte ich aus den oben erörterten Gründen diesen Versuchen nicht allzuviel Gewicht bei und setzte sie darum auch nicht weiter fort. Immerhin ist auch aus ihnen ein Beweis gegen die Hypothese nicht abzuleiten.

III. Das Studium des Verhaltens der Glanzkörper bei nur geringer Ablenkung des Rhizoids aus der Ruhelage ließ von vornherein nicht viel Aufschluß über ihre Funktion als Statolithen erwarten. Sie liegen nämlich, wie schon früher ausgeführt, niemals völlig still, und ist es darum schwierig, geringe Verschiebungen — um andere kann es sich bei schwacher Ablenkung nicht handeln — mit genügender Sicherheit festzustellen. Doch war der Reizkrümmung auch hier, in all den Fällen, wo dieselbe mit Bestimmtheit festgestellt werden konnte, jedesmal eine einseitige Stellung der Körper vorausgegangen. Des weitem glaube ich behaupten zu dürfen, daß bei nur kleinem Ablenkungswinkel die Reaktionszeit verlängert wird. Speziellere Versuche habe ich natürlich dieser Frage, die weiter von meinem Thema ablag, nicht gewidmet.

Überkrümmung, wie bei höheren Pflanzen, konnte ich nicht feststellen, und gebe in Fig. 8 eine zur Aufklärung dieses Punktes angestellte Versuchsreihe wieder. Ich darf jedoch nicht verschweigen, daß ich, wenn auch nur einmal Bilder, erhielt, die das Gegenteil zu beweisen schienen. Doch handelt es sich nur um einen einzigen Fall, und vermute ich, daß mir durch Reibung an der Glaswand verursachte Schwankungen Überkrümmung vortäuschten, denn daß ich sie in allen andern Versuchen übersehen haben soll, scheint mir, namentlich bei der Eigenschaft der Haare, Wachstumskrümmungen dauernd zu fixieren, äußerst unwahrscheinlich. Ausgeschlossen erscheint ja die Möglichkeit einer Überkrümmung im Hinblick auf die unter II mitgeteilten Nachwirkungerscheinungen nicht; anderseits wieder sehr wenig

wahrscheinlich, wenn man bedenkt, daß bei höheren Pflanzen dieses Hinausgehen der Spitze über die Ruhelage doch wohl dadurch verursacht wird, daß basalwärts gelegene noch wachsende Teile sich in Reizstellung befinden, während die Spitze die Ruhelage schon erreicht hat.

IV. Versuche mit invers gestellten Haaren schienen endlich in ganz besonderem Maße dazu geeignet, ein helleres Licht auf unsere Frage zu werfen. Leider haben sich hierin meine Erwartungen, und zwar vorwiegend wegen technischer Schwierigkeiten, bis jetzt nicht erfüllt. Wenn auch eine jede Neigung der invers gestellten Haare nach der Seite, also innerhalb des Gesichtsfeldes, vermieden werden konnte, so blieb es doch mehr oder weniger dem Zufall überlassen, ob nicht eine solche nach vorn oder hinten, also aus dem Gesichtsfelde heraus, vorhanden war; und so krümmten sich in der Tat bei all meinen Versuchen die Haare aus dem Gesichtsfeld heraus, wie nach längerer Zeit dadurch festgestellt wurde, daß die Spitze und weiter rückwärts gelegene Partien nicht mehr gleichzeitig scharf gesehen werden konnten, sondern, daß dazu ein Wechsel der Einstellung notwendig war. Mit Sicherheit ging aus meinen bezüglichen Versuchen nur hervor, daß bei Invers-Stellung (oder doch einer Lage, die eine sehr starke Annäherung an diese darstellt) die Reaktion bedeutend länger auf sich warten läßt, als z. B. bei horizontaler Reizlage, wie auch Giesenhagen angibt. (So schien ein Haar erst nach fünf Stunden etwas aus dem Gesichtsfeld gebogen.)

Es erscheint mir unzweckmäßig diese Untersuchungen fortzusetzen, besonders in der Erwägung, daß, wenn wirklich eine Krümmung vor der einseitigen Lagerung der Glanzkörper eintrete, man dies auf durch anormale Lage bewirkte Nutationen zurückführen könnte, und daß danach erst sekundär die einseitige Anhäufung und damit die eigentliche Reizkrümmung begänne.

V. In Sprosssteilen der Charen, deren negativer Geotropismus sich bei den gleichen Kulturen dokumentierte, konnte ich keine der Schwerkraft folgenden Inhaltskörper finden. Gerade im Hinblick auf diese Untersuchung war es mir besonders unangenehm, daß meine Kulturversuche mit *Nitella* resultatlos verliefen, da diese Pflanze unzweifelhaft einen tieferen Einblick gestattet hätte.

Schließlich studierte ich noch junge, unentwickelte Sporangien von *Phycomyces nitens*, und zwar, ehe eine Anschwellung des vordern Endes eintrat. Hier war wegen der Veränderung des Plasmas im Wasser nur Untersuchung vom Objektträger-Kulturen in Luft möglich, wodurch natürlich die Bilder an Klarheit einbüßten. Es befindet sich bei diesen Sporangien kurz hinter ihrer Spitze eine Gruppe von gelblichen Öltropfen, die beim Horizontal-Legen des Sporangiums in die Höhe, bis zur physikalisch oberen Wand, steigen, die mithin ein geringeres spezifisches Gewicht besitzen als das sie umgebende Plasma.

Versuche wie mit den *Chara*-Rhizoiden konnte ich mit diesen Sporangien nicht anstellen, da sie neben ihrem negativen Geotropismus einen sehr starken positiven Heliotropismus besitzen und beim Beobachten unter dem Horizontal-Mikroskop durch das vom Spiegel her einfallende Licht in kurzer Zeit abgelenkt resp. zur Berührung mit dem Objektträger gebracht wurden. Ich muß also die Frage, ob es sich hier um Statolithen oder um Reservematerial für die kommenden Sporen handelt, ganz offen lassen, umso mehr, da es sich nicht um feste Einschlüsse, sondern um Flüssigkeitstropfen handelt.

Die vorliegende Untersuchung ergab also weder in ihrem ersten Teil — „Verbreitung der Stärkezellen“ — noch in ihrem zweiten — „Versuche mit *Chara*“ — einen Beweis gegen die Statolithentheorie. Ebenso wenig war es mir allerdings möglich, ein zwingendes Argument für dieselbe vorzubringen, doch glaube ich, daß die Hypothese eben dadurch, daß trotz eingehenden Suchens keine ihr widersprechende Tatsache aufgefunden werden konnte, bedeutend an Wahrscheinlichkeit gewinnt.

Zusammenfassung.

1. Zellen mit beweglicher Stärke finden sich in den Stengelorganen aller zur Untersuchung gelangten Angiospermen, meist in Form einer Stärke-Scheide, daneben aber nicht selten auch in anderen Formen der Anordnung.

2. Ebenso lassen sich dieselben bei Gymnospermen (undeutlich begrenzte Scheide) Equiseten (Scheide) und Farnen (Grundgewebe; *Marsilia*, scheidenartig) feststellen.

3. Auch in geotropisch reizbaren Blütenteilen fanden sich Stärkezellen, soweit sie von mir untersucht wurden; eine Ausnahme bildet nach Wiesner *Clivia nobilis*.

4. Daß die Glanzkörper in der Spitze der Wurzelhaare von *Chara* als Statolithen fungieren, ist kaum zweifelhaft, da:

- a) die Umlagerungszeit, sowohl bei horizontaler Stellung des Rhizoids wie bei nur geringer Ablenkung aus der Ruhelage und auch — soweit untersucht — bei intermittierender Reizung stets kleiner ist als die Reaktionszeit.
- b) auch die Präsentationszeit nicht kürzer ist als die Umlagerungszeit.

5. In Sproßteilen von *Chara* konnte ich dem Zuge der Schwere folgende Körper nicht finden.

6. Ob die in jungen Sporangienträgern von *Phycomyces nitens* beobachteten, bei Horizontalstellung an die physikalisch obere Zellwand steigenden Öltropfen als Statolithen wirken, muß dahingestellt bleiben.

Zum Schlusse ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimrat Strasburger für die Stellung der Aufgabe sowie das lebhafte, an dem Fortgang derselben bekundete Interesse meinen verbindlichsten Dank abzustatten.

Bonn, Juli 1903.

Erklärung der Abbildungen.

- Fig. 1. Querschnitt durch den Blütenstiel von *Iris germanica*, die Verteilung der Gefäßbündel und die Anordnung der Stärkezellen (schraffiert) zeigend.
(Schwach vergrößert und etwas schematisiert.)
- Fig. 2. Blütenstiel von *Papaver orientale*;
Darstellung wie in Fig. 1.
- Fig. 3. Spitze eines Wurzelhaares von *Chara fragilis*. (Verg. 1 : 425)
bei a das strömende Plasma
„ b der Kern
„ c die Glanzkörper.
- Fig. 4-7. Wurzelhaar von *Chara fragilis*.
Erklärung im Text pag. 15 und fgde. (Verg. 1 : 250).
- Fig. 8. Wurzelhaar von *Chara fragilis*.
Erklärung im Text pag. 17. (Verg. 1 : 250).

Lebenslauf.

Ich, Heinrich Stanislaus Schroeder, geb. den 13. November 1873 zu London, England, als Sohn des Kaufmanns Hermann Schroeder, besuchte die Gymnasieen zu Darmstadt und Mainz und erwarb auf letzterem das Zeugnis der Reife.

Sommer 1893 war ich an der Universität Genf immatrikuliert; vom 1. Oktober 1893 bis 30. September 1894 genügte ich meiner Dienstpflicht in Darmstadt. Im Winter 1894 1895 besuchte ich die Universität Edinburgh und von Ostern 1895 bis Herbst 1898 die zu München, wo ich zuletzt Privat-Assistent des Herrn Prof. Muthmann, Vorstand der anorganischen Abteilung des Laboratoriums des Staates, war. Nachdem ich mich alsdann in Berlin am Institut für Gährungsgewerbe ausgebildet hatte, war ich zwei Jahre lang, 1900 und 1901 Direktor der Rheinischen Brauerei, A.-G. in Mainz.

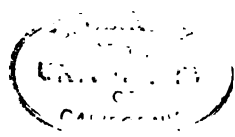
Diese Tätigkeit, die mich nicht befriedigte, gab ich auf und ließ mich Ostern 1902 bei der philosophischen Fakultät der hiesigen Hochschule einschreiben, wo ich bis heute verblieb.

Bei folgenden Herren Dozenten hörte ich Vorlesungen bezw. nahm an Übungen teil:

von Baeyer, Brunn, Goebel, Groth, Heigel, Hertwig, Hilger, Hofmann, Loew, Lommel, Muthmann, Radlkofer, Rüdinger, Seeliger, Solereder, Zittel in München und Anschütz, Bacumker, Erdmann, Karsten, Koernicke, Noll, Strasburger in Bonn.

Thesen.

1. Die Annahme Némecs, daß die von ihm beobachteten Plasmafibrillen der Reizleitung dienen, ist nicht erwiesen.
2. Die Nucleolen der niederen Pflanzen sind verschieden von denen der höheren.
3. Reduktionsteilung kommt im Pflanzenreich nicht vor.
4. Die Kernverschmelzung in dem Ascus ist nicht als Sexualakt aufzufassen.
5. Keine der bis jetzt aufgestellten Theorien über die Ursache der Wasserbewegung in den Pflanzen vermag eine befriedigende Erklärung dieser Erscheinung zu geben.
6. Die Statolithentheorie hat zur Erklärung der geotropischen Reizerscheinungen die größte Wahrscheinlichkeit für sich.



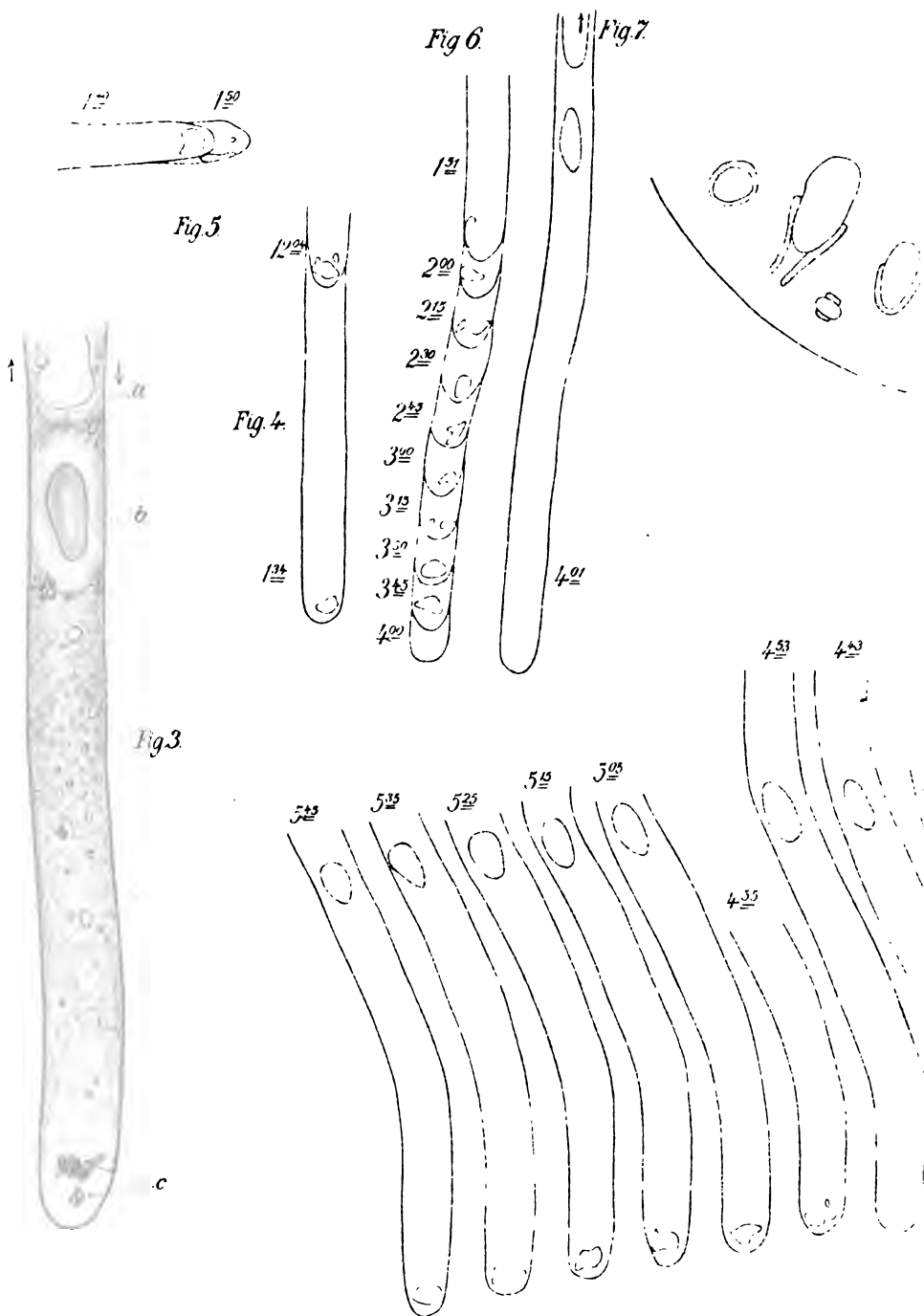


Fig. 2.



Fig. 1.

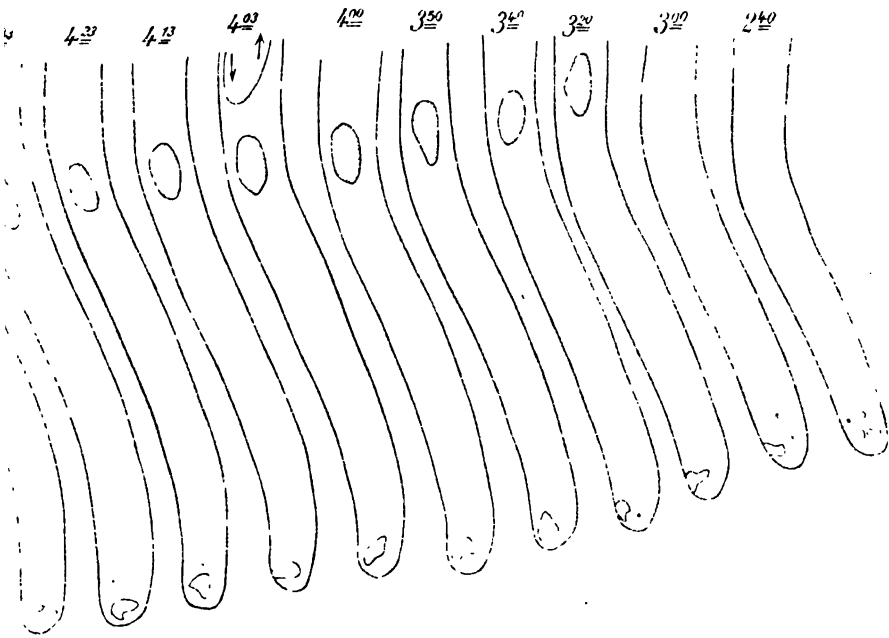
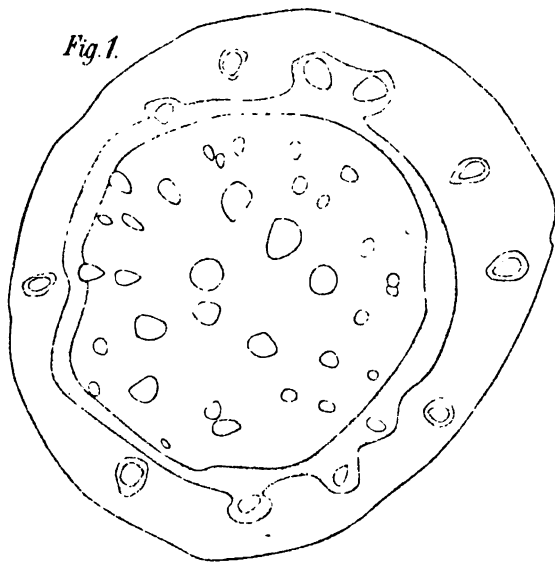


Fig. 8.



Biology Library

Renewed books are subject to immediate recall.

~~9012'57LF~~

General Library
University of California
Berkeley